

doi 10.18699/vjgb-25-45

К исторической генетике Великого Болгара: геномный анализ людей из погребений XIV века у Греческой палаты

Т.В. Андреева ^{1, 2, 3} , А.Д. Сошкина ³, С.С. Кунижева ^{1, 3}, А.Д. Манахов ^{1, 3}, Д.В. Пежемский ⁴, Е.И. Рогаев ^{1, 5} ¹ Научный центр генетики и наук о жизни, Научно-технологический университет «Сириус», федеральная территория «Сириус», Краснодарский край, Россия² Центр генетики и генетических технологий, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия³ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия⁴ Научно-исследовательский институт и Музей антропологии им. Д.Н. Анучина Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия⁵ Медицинская школа Чан Массачусетского университета, департамент психиатрии, Шрусбери, США andreeva@rogaevlab.ru; evivrec@gmail.com

Аннотация. Великий Болгар – один самых значительных средневековых городов Восточной Европы, до монгольского завоевания был крупным административным центром Волжской Булгарии, а после 1236 г. некоторое время выполнял функции столицы Золотой Орды. Исторические, археологические и палеоантропологические данные свидетельствуют о смешанном составе населения этого города в XIII–XV вв., однако вклад тех или иных этнических групп в его генетическую структуру остается не вполне ясным, и до сих пор отсутствуют генетические данные для этой группы средневекового населения. Мы впервые с применением методов масштабного параллельного секвенирования определили полногеномные последовательности у трех жителей Великого Болгара, погребенных в первой половине XIV в. у так называемой Греческой палаты. Среднее покрытие исследованных геномов составило от $\times 0.5$ до $\times 1.5$, что позволило определить генетический пол индивидов (двое мужчин и одна женщина) и провести популяционно-генетический анализ. Были подтверждены аутентичность исследованной ДНК и низкий уровень контаминации, а также определены гаплогруппы митохондриальной ДНК всех трех индивидов и гаплогруппы Y-хромосомы двух индивидов мужского пола. Для проведения сравнительного популяционно-генетического анализа нами задействованы опубликованные ранее данные геномного секвенирования более 2.7 тыс. образцов ДНК представителей современных и древних популяций. Анализ полногеномных данных трех индивидов из Великого Болгара с использованием однородительских маркеров (митохондриальной ДНК и Y-хромосомы) и аутомных маркеров показал генетическую гетерогенность исследованной группы населения. По результатам геномного анализа с применением аутомных маркеров и метода главных компонент (PCA) и f_4 -статистики нами выявлена генетическая связь одного индивида (женщины) с современными финно-угорскими народами Волго-Уральского региона. Геномный анализ двух других индивидов предполагает их армянское происхождение и свидетельствует о существовании потока мигрантов с территории Кавказа или Анатолии. Полученные результаты хорошо согласуются с данными археологии и палеоантропологии, а также существенно дополняют их в части реконструкции вклада автохтонного населения в формирование популяционной структуры средневековых жителей Болгара.

Ключевые слова: древняя ДНК; геном; параллельное секвенирование; палеоантропология; Болгар; Греческая палата

Для цитирования: Андреева Т.В., Сошкина А.Д., Кунижева С.С., Манахов А.Д., Пежемский Д.В., Рогаев Е.И. К исторической генетике Великого Болгара: геномный анализ людей из погребений XIV века у Греческой палаты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(3):423-432. doi 10.18699/vjgb-25-45

Финансирование. Результаты получены при финансовой поддержке исследования, реализуемого в рамках государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории «Сириус», Соглашение № 18–03 от 10.09.2024 (ТВА).

Благодарности. Авторы выражают благодарность А.П. Бужиловой (Научно-исследовательский институт и Музей антропологии МГУ) за подбор палеоантропологического материала, использованного в работе.

Great Bolgar's historical genetics: a genomic study of individuals from burials close to the Greek Chamber in the 14th century

T.V. Andreeva ^{1, 2, 3} , A.D. Soshkina ³, S.S. Kunizheva ^{1, 3}, A.D. Manakhov ^{1, 3}, D.V. Pezhemsky ⁴, E.I. Rogayev ^{1, 5} ¹ Research Centre for Genetics and Life Sciences, Sirius University of Science and Technology, Sirius Federal Territory, Krasnodar region, Russia² Centre of Genetics and Genetic Technologies, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia³ Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia⁴ Research Institute and Museum of Anthropology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia⁵ Department of Psychiatry, UMass Chan Medical School, Shrewsbury, MA, USA andreeva@rogaevlab.ru; evivrec@gmail.com

Abstract. Bolgar was one of the most significant mediaeval cities in Eastern Europe. Before the Mongol conquest, it served as a major administrative centre of Volga Bulgaria, and after 1236, it temporarily functioned as the capital of the Golden Horde. Historical, archaeological, and paleoanthropological evidence indicates a mixed population of this city during the 13th–15th centuries; however, the contributions of exact ethnic groups into its genetic structure remain unclear. To date, there are no genetic data for this medieval group. For the first time, using massive parallel sequencing methods, we determined whole-genome sequences for three individuals from Bolgar who were buried in the early 14th century close to the so-called “Greek Chamber”. The average coverage of the studied genomes ranged from $\times 0.5$ to $\times 1.5$. We identified the genetic sex of the people (two men and one woman), and performed a population genetic analysis. The authenticity of the DNA studied and the low level of contamination were confirmed, and the mitochondrial DNA haplogroups of all three individuals as well as the Y-chromosome haplogroups of two male individuals were determined. We used more than 2.7 thousand DNA samples from representatives of ancient and modern populations that had been previously published to perform a comparative population-genetic analysis. Whole-genome data analysis employing uniparental markers (mitochondrial DNA and Y chromosome) and autosomal markers revealed genetic heterogeneity in this population. Based on PCA and f_4 -statistics analysis, a genetic connection was identified between one of the individuals (female) and modern Finno-Ugric peoples of the Volga-Ural region. Genomic analysis of the other two individuals suggests their Armenian origin and indicates migrant influx from the Caucasus or Anatolia. The results align well with archaeological and paleoanthropological findings and significantly enhance them by reconstructing the contributions of the indigenous population to the formation of the mediaeval Bolgar population structure.

Key words: ancient DNA; genome; massive parallel sequencing; paleoanthropology; Bolgar; Greek Chamber

For citation: Andreeva T.V., Soshkina A.D., Kunizheva S.S., Manakhov A.D., Pezhemsky D.V., Rogaev E.I. Great Bolgar's historical genetics: a genomic study of individuals from burials close to the Greek Chamber in the 14th century. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(3):423–432. doi 10.18699/vjgb-25-45

Введение

Великий Болгар – крупный административный центр двух последовательно сменивших друг друга средневековых государств Восточной Европы, один из ключевых городов Волжской Булгарии, где в 922 г. был принят ислам. После монгольского нашествия и разгрома в 1236 г. он восстановился уже как первая столица Золотой Орды. Волжская Булгария была полиэтничным образованием, в котором сосуществовали финно-угры, славяне и создатели этого государства – тюркские племена (булгары), переселившиеся в междуречье Камы и Большого Черемшана из Приазовья и с территории Краснодарского края. Находясь в составе Золотой Орды, население Поволжья сохранило свой сложный этнический состав, что было особенно характерно для таких крупных городских центров, как Великий Болгар.

В его истории и экономике в силу удобного расположения на главной водной артерии Восточно-Европейской равнины как в болгарский период, так и в особенности в золотоордынский значительное место принадлежало ремесленному производству и трансконтинентальной торговле. Данное обстоятельство способствовало формированию полиэтничного городского населения, так как существенную часть его жителей составляли иноземные купцы (Смирнов, 1951, 1972, 1974; Генинг, 1989; Халиков, 1989; Исаков, Измаилов, 2000; Bulgarica, 2012; Ситдииков, Бочаров, 2024).

Как и данные археологии, палеоантропологические материалы свидетельствуют о смешанном составе населения Великого Болгара на всех этапах его существования (Трофимова, 1956; Постникова, 1970, 1973; Ефимова, 1991; Газимзянов, 2000, 2015). Вклад степных тюркских и автохтонных финно-угорских популяций в антропологический состав населения Болгара считается доказанным. Вопрос о вкладе приазовских болгар, переселившихся в Поволжье в раннем средневековье, как и участие славян-

ских групп населения, до сих пор дискутируется. В золотоордынскую эпоху здесь фиксируются новые компоненты, которые увеличили этническое разнообразие населения средневекового Болгара. Один из ярких примеров – серия черепов из погребений у Греческой палаты, при первом же исследовании определенных Т.А. Трофимовой (1949) в качестве «арменоидных».

Хотя население Великого Болгара было преимущественно мусульманским, но, как следует из археологических данных, существовали здесь и диаспоры иных конфессий. Например, могильник на Бабьем бугре рядом исследователей интерпретируется как христианское кладбище. Однако самой яркой иллюстрацией этого является памятник, который сохранял в народной памяти название «Греческая палата» и представлял собой прямоугольное каменное сооружение размером 12.6×16.4 м, ориентированное по оси Запад–Восток. Еще хорошо видимое в начале XVIII в., оно тогда же было впервые научно зафиксировано. Археологические раскопки Греческой палаты проводились дважды – в 1916 г. В.Ф. Смолиным и в середине 1940-х годов А.П. Смирновым. Конструктивные и размерные характеристики самого сооружения и своевременно описанные надмогильные памятники с текстами на армянском языке позволили определить его как небольшой храм, аналогичный постройке 1339 г. в Нораванке (Армения) или армянским храмам XIV в. в Феодосии и Старом Крыме (Смирнов, 1951). Храмы такого типа обычно были двухэтажными, нижний ярус выполнял функцию усыпальницы. Расшифрованные и несколько раз опубликованные эпитафии датируются от 1308 до 1335 г. Это позволило А.П. Смирнову обоснованно говорить о том, что в Болгаре открыт некрополь армянской колонии, сформировавшийся вокруг поминального храма (Смирнов, 1951, 1958).

Дальнейшие масштабные палеоантропологические исследования Болгара показали, что население, погребенное

у Греческой палаты, в многомерном краниометрическом пространстве находит себе довольно широкие аналогии с теми группами, что были захоронены в разных мусульманских мавзолеях города, а также у Малого минарета, на грунтовых кладбищах Раскопов 45 и 191 (Газимзянов, 2000, 2015). Все это предопределяет актуальность как новых палеоантропологических исследований, так и использования современных возможностей палеогенетики.

Несмотря на то что современные геномные методы уже широко применяются для исследования древних народов, популяций и отдельных индивидов, до сих пор отсутствуют молекулярно-генетические данные, которые позволили бы определить генетическую структуру населения Великого Болгара и расширить наши представления об этническом составе его населения, полученные по данным археологии и палеоантропологии. Особая задача – оценить вклад средневекового населения в формирование современных народов Поволжья. В настоящей работе мы впервые применили методы геномного анализа для исследования индивидов, захороненных на территории Великого Болгара.

Материалы и методы

Для исследования был использован палеоантропологический материал из фондов Научно-исследовательского института и Музея антропологии им. Д.Н. Анучина МГУ (инв. № 8964, 8973, 8977). Останки происходят из погребений первой половины XIV в. в Болгаре, у так называемой Греческой палаты, археологически изученных совместной экспедицией Института истории материальной культуры и Музея Татарской АССР под руководством А.П. Смирнова в 1945 и 1947 гг. Она располагалась примерно в 150 м к западу от городского вала на территории, занимаемой в настоящее время Болгарским хлебоприемным предприятием, и на дневной поверхности никак не читается.

Раскопки руин Греческой палаты и прилегающей к ней с юга и юго-востока территории позволили А.П. Смирнову и А.М. Ефимовой выявить 113 христианских погребений. С точки зрения обряда они охарактеризованы как «однотипные/однообразные», в деревянных дощатых гробах (читался древесный тлен, найдено множество железных кованых гвоздей), которые были опущены в прямоугольные ямы размером 2×0.8 м, с округлыми углами, прямыми стенками и плоским дном. Останки находились в положении тела, вытянутом на спине, головой на запад, лицом вверх, с руками, сложенными на груди, и с небольшим количеством вещей. Однако здесь же отмечено, что встречены погребения с надгробиями и их фрагментами; погребения с богатыми шелковыми тканями, расшитыми золотыми и серебряными нитями, а также обнаружено височное кольцо из золотой проволоки. А.П. Смирнов полагал, что его раскопками вскрыта большая часть данного некрополя, и он вряд ли насчитывал более 150 захоронений. Примечательно, что, характеризуя женские украшения, в первую очередь височные кольца, автор раскопок находил аналогии для части из них среди славянских курганных древностей Смоленской и Тверской земли, часть возводил к болгарским прототипам X–XII вв., а часть ассоциировал с вещами из погребений XII–XIV вв., найденными на Северном Кавказе (Смирнов, 1951).

В настоящее время с учетом наших знаний о многокомпонентности самой болгарской материальной культуры как в основном городской, где многие элементы, встречаясь, утрачивают свой «этно-определяющий» характер, можно было бы не придавать изложенным наблюдениям большого значения. Однако в сочетании с данными палеоантропологии и палеогенетики они способны существенно дополнить знания об этническом составе средневекового населения Болгара.

В Музей антропологии МГУ коллекция черепов из погребений у Греческой палаты поступила в 1948 г. Они были измерены, и результаты представлены сначала Т.А. Трофимовой, а затем повторно изучены М.М. Герасимовой и опубликованы позднее И.Р. Газимзяновым (Газимзянов, 2000; Трофимова, 1956).

Для проведения генетического анализа использовали фрагменты зубов трех индивидов с наилучшей сохранностью антропологического материала. Геномную ДНК выделяли из фрагментов весом 100–200 мг в специальных помещениях, в которых не осуществлялись исследования современного материала, с применением разработанной ранее методики (Andreeva et al., 2022). Качественную оценку выделенной ДНК и негативного контроля в каждом эксперименте проводили с помощью набора реагентов High Sensitivity DNA (Agilent) на приборе Agilent Bioanalyzer 2100. Фрагментные геномные библиотеки были приготовлены по протоколу, основанному на использовании одноцепочечной ДНК (Gansauge et al., 2017), и секвенированы на платформе Illumina MiSeq в режиме парно-концевых прочтений длиной 76+76 нуклеотидов (тестовое секвенирование) и Illumina NovaSeq 6000 в режиме одноконцевых прочтений длиной 56 нуклеотидов (глубокое секвенирование).

После обрезания адаптерных последовательностей с помощью AdapterRemoval v2 (Schubert et al., 2016) полученные в результате секвенирования короткие прочтения картировали с применением программы BWA (Li, Durbin, 2009) с параметрами, адаптированными для коротких фрагментов древней ДНК (Schubert et al., 2012), на референсный геном человека (сборка hg19/GRCh37) и на референсную последовательность митохондриальной ДНК человека (NC_012920.1). Оценку аутентичности древней ДНК проводили с помощью программы MapDamage2 (Jónsson et al., 2013). Для определения генетического пола рассчитывали отношение прочтений, картированных на X- и Y-хромосомы, к прочтениям, картированным на аутосомы, при анализе использовали прочтения с качеством картирования (MQ) больше 30.

Для оценки контаминации образцов по гетерозиготности мтДНК использовали программу contamMix (Fu et al., 2013). Для индивидов мужского пола дополнительно анализировали уровень контаминации по гетерозиготности X-хромосомы (Rasmussen et al., 2011).

Гаплогруппу мтДНК выявляли с применением Haplogrep 2 (Weissensteiner et al., 2016). Определение гаплогруппы Y-хромосомы проводили с помощью программы Yhaplo (Poznik, 2016), после чего для уточнения Y-хромосомной линии дополнительно визуально проверяли маркеры соответствующей гаплогруппы, а также всех ее дочерних ветвей с помощью браузера IGV (Robinson

et al., 2011). При этом использовали как маркеры Y-хромосомных гаплогрупп, представленные в базе ISOGG (version 15.73) (International Society..., 2020), так и маркеры из базы YFull (YFull, 2024). Для проведения филогеографического анализа мтДНК с помощью сервиса BLAST отбирали все последовательности мтДНК, близкие последовательностям исследованных образцов (identity > 99.98 %), а также образцы, представленные в базах данных YFull и AmtDB (Ehler et al., 2019), принадлежащие к гаплогруппе, выявленной у исследуемого индивида, и использовали их для построения филогенетического дерева с помощью программы mtPhyl (Eltsov, Volodko, 2016).

Для анализа геномных маркеров с применением программы PileupCaller с параметром "--randomHaploid" (SequenceTools, 2025) получали псевдогаплоидные генотипы, соответствующие панели AADR (version v54.1.p1), включающей 1240 тыс. генетических маркеров (Mallick et al., 2024). Популяционный анализ проводили с применением метода главных компонент (PCA). Для этого генотипы исследованных образцов из погребений у Греческой палаты были спроецированы на генетическую вариабельность 2775 представителей 80 современных европейских и кавказских популяций из панели Human Origin (Lazaridis et al., 2016). Анализ PCA выполняли с использованием

smartpca из программного пакета EIGENSOFT (Patterson et al., 2006). Для оценки генетического сходства с древними и современными популяциями выполняли расчет *f₄*-статистики. Псевдогаплоидные генотипы для панели 1240 тыс. генетических маркеров для популяций, включенных в анализ, были получены из базы данных AADR (version v54.1.p1). Для расчета задействовали программные пакеты ADMIXTOOLS v.7.0.1 (Patterson et al., 2012) и admixr v.0.9.1 (Petr et al., 2019). При расчете использовали параметр "inbreed=YES". Визуализацию результатов осуществляли с помощью пакета R/4.2 (R Core Team, 2021).

Результаты

Геномная ДНК, полученная из фрагментов зубов трех исследованных индивидов, AB188, AB189 и AB190, была использована для приготовления геномных библиотек и их секвенирования (табл. 1, рис. 1). Результаты биоинформатического анализа полученных коротких прочтений подтвердили аутентичность ДНК каждого из образцов (рис. 2). Доля прочтений, картированных на референсный геном человека, составила от 20 до 66 %, что свидетельствует о хорошем качестве исследованного костного материала и его пригодности для полногеномного анализа (табл. 2). По результатам оценки отношения среднего по-

Таблица 1. Археологические и антропологические данные использованных образцов

Образец	Музейный номер	Регион	Памятник, номер погребения	Антропологический пол
AB188	8964	Татарстан	Болгар, Греческая палата, могила 14	Мужской
AB189	8973	Татарстан	Болгар, Греческая палата, могила 93	Женский
AB190	8977	Татарстан	Болгар, Греческая палата, могила 66	Мужской



Рис. 1. Антропологический материал (зубы), использованный в исследовании.

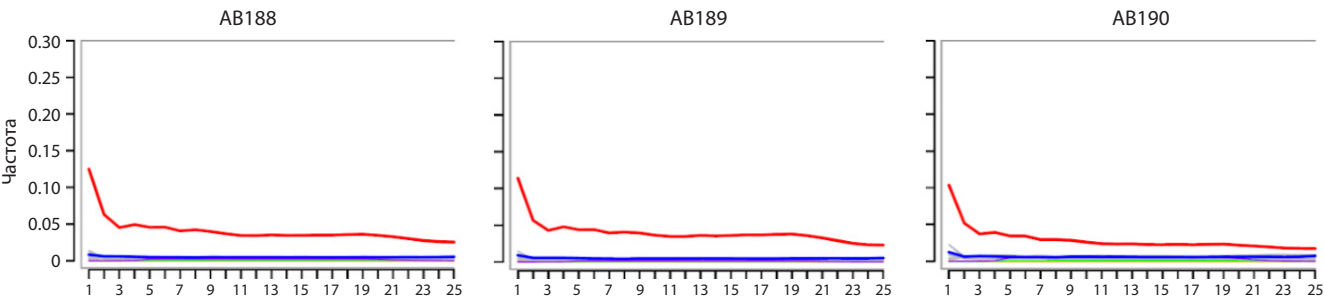


Рис. 2. Профиль нуклеотидных замен прочтений, картированных на референсную последовательность мтДНК человека, полученный с использованием программы MapDamage2 (Jónsson et al., 2013).

Замены C>T, специфичные для древней ДНК, обозначены красной линией. По оси X указан порядковый номер нуклеотида с 5'-конца прочитанной последовательности ДНК.

Таблица 2. Статистика по результатам секвенирования ДНК и гаплогруппа мтДНК и Y-хромосомы

Образец	Число прочтений	Доля прочтений, картированных на геном человека, %	Уровень контаминации		Среднее покрытие генома	мтДНК	Генетический пол	Гаплогруппа	
			по мтДНК*, %	по X-хромосоме**, %				мтДНК	Y-хромосомы
AB188	475 898 786	20.27	2.4	7.2	x0.39	x35.1	XY (муж.)	I5c3	R1b1a1b1~ R-L23 ->R-Z2103
AB189	451 469 305	66.21	1.5	–	x1.1	x34.7	XX (жен.)	A+152+16362	–
AB190	606 729 041	51.10	2.0	5.2	x1.51	x51.3	XY (муж.)	H78	G2a2b1a1~ FGC5083/Y2724

Примечание. муж. – мужчина; жен. – женщина.

* Определено с использованием программы contamMix (Fu et al., 2013).

** Определено только для мужчин с использованием пакета ANGSD (Korneliussen et al., 2014).

Таблица 3. Варианты, выявленные в последовательностях мтДНК исследованных индивидов из погребений у Греческой палаты

Образец	Идентификационный номер по базе данных (происхождение)	Наименьшее число отличий от исследуемого образца	Образец	Идентификационный номер по базе данных (происхождение)	Наименьшее число отличий от исследуемого образца
AB188	RISE408 (Армения, железный век) KJ690072 (Болгария) OP642525 (Россия, чеченец) MF362879 (Турция, армянин) MK491434 (Турция, армянин) MF362904 (Турция, армянин)	MF362904 (Турция, армянин) – 2 замены	AB190*	FJ999540 (Германия) MK217231 (ассириец) AY739001 (Италия) MZ920899 (Испания) AY339402 (Финляндия) AY738987 (Испания) JX153287 (Италия) EU600330 (Израиль, друз) EU600333 (Израиль, друз) MN001823 (Финляндия) KC763393 (Финляндия) MZ920486 (Испания) MZ920710 (Испания) MN595895 (Пакистан, пуштун) ON597638 (Италия) KR858867 (Финляндия)	Семь и более замен при сравнении со всеми последовательностями
AB189	AP010745 (Япония) EF397559 (Чехия) MN981888 (Парагвай) MF522991 (Памир) MF523016 (Памир) NM036549 (Гималаи) MN449268 (Вьетнам) AP013161 (Япония) 59 (Россия, бесермянин) 68 (Россия, удмурт) 95 (Россия, удмурт)	59 (Россия, бесермянин) 68 (Россия, удмурт) – 4 замены			

* Представлены некоторые выбранные случайным образом последовательности мтДНК из отобранных по параметру percent identity > 99.98 %. Найденные последовательности мтДНК широко распространены по Европе и Западной Азии.

крытия половых хромосом к аутосомам было показано, что два образца, AB188 и AB190, принадлежат мужчинам, один, AB189, – женщине. Генетический пол для всех образцов совпал с их фенетическим полом, определенным ранее биолого-антропологическими методами.

На основе полученных в результате секвенирования прочтений были определены полные митохондриальные последовательности исследованных индивидов, а также их митохондриальные гаплогруппы. Последовательности мтДНК всех трех индивидов принадлежат трем различным митохондриальным линиям, I5c3, A+152+16362 и H78, а, следовательно, эти индивиды не являются родственниками по материнской линии (табл. 3).

Для образцов, принадлежащих индивидам мужского пола, были обнаружены разные гаплогруппы Y-хромосомы. Y-хромосома индивида AB188 принадлежит к гаплогруппе R1b1a1b1~ (R-Z2103). Индивид AB190 – носитель гаплогруппы G2a2b1a1~ (FGC5083/Y2724). Таким об-

разом, исследованные мужчины не являются друг другу родственниками по мужской линии.

Популяционный анализ, проведенный с применением метода главных компонент, показал, что два мужских образца, AB188 и AB190, располагаются в кластере современных кавказских популяций, наиболее близко к образцам с территории современной Армении и Турции. Женский образец AB189 проецируется вблизи современных популяций Волго-Уральского региона (рис. 3).

Для оценки потенциального генетического вклада и сходства с древними популяциями проводили расчет f_4 -статистики в форме $f_4(\text{Test}, \text{Mbuti}; \text{AB188 и AB190, AB189})$, где Test – одна из тестируемых предковых популяций; представители африканской группы Мбути (Mbuti) использованы в качестве аутгруппы. Результаты анализа (табл. 4 и 5, рис. 4) подтверждают большее сходство индивида AB189 с древними группами, сформировавшими генетический субстрат современного финно-угорского

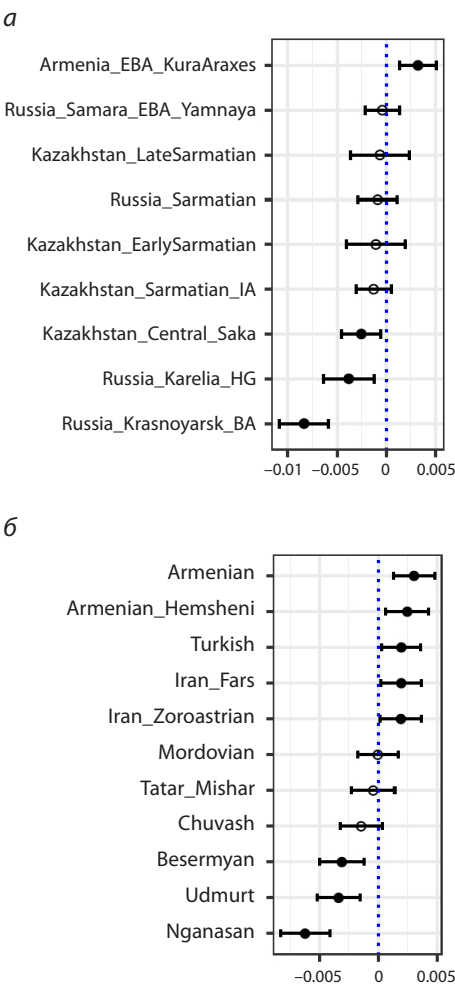
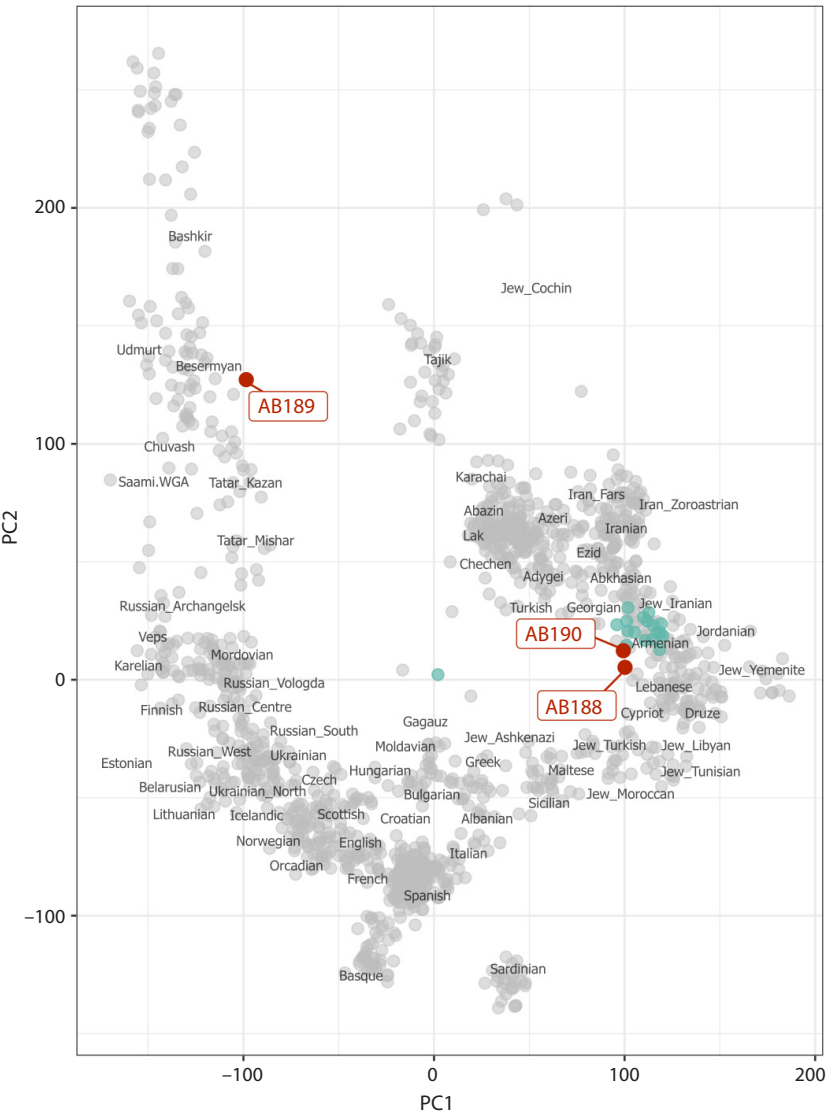


Рис. 3. Проекция исследованных образцов из Волжской Булгарии (красные точки) на первые две главные компоненты (PC1 и PC2) генетической вариальности современных популяций Европы и Кавказа (серые точки); зелеными точками отмечены образцы современных армян.

Рис. 4. f_4 -статистика в форме $f_4(\text{Test}, \text{Mbuti}; \text{AB188 и AB190, AB189})$.
Test – древняя (а) и современная (б) популяции.

Таблица 4. f_4 -статистика в форме $f_4(W;X,Y,Z)$ для исследованных древних популяций из базы AADR

W*	X*	Y	Z	f_4	stderr	Zscore	BABA	ABBA	nsnps
Armenia_EBA_KuraAraxes	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.003216	0.000621	5.179	6803	6386	129 387
Russia_Karelia_HG	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00382	0.000858	-4.447	6136	6612	124 604
Russia_Samara_EBA_Yamnaya	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00041	0.000583	-0.699	7422	7480	143 943
Russia_Sarmatian	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00088	0.000669	-1.314	6674	6790	131 859
Kazakhstan_EarlySarmatian	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00106	0.001	-1.062	4006	4090	79 364
Kazakhstan_LateSarmatian	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00065	0.001004	-0.645	4080	4132	80 499
Kazakhstan_Sarmatian_IA	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00129	0.000594	-2.177	7136	7318	140 913
Russia_Krasnoyarsk_BA	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00836	0.000836	-9.988	6951	8190	148 263

Примечание. Здесь и в табл. 5: W – исследованные древние популяции из базы AADR; X – Mbuti; Y – AB188 и AB190; Z – AB189; f_4 – значение f_4 -статистики; stderr – стандартная ошибка; BABA/ABBA – число общих аллелей в соответствующих группах; nsnps – общее количество аллелей, использованных при расчете.

* Наименования популяционных групп приведены в соответствии с базой данных AADR (version v54.1.p1), включающей 1240 тыс. генетических маркеров.

Таблица 5. f_4 -статистика в форме $f_4(W;X;Y,Z)$ для исследованных современных популяций из базы AADR

W*	X*	Y	Z	f_4	stderr	Zscore	BABA	ABBA	nsnps
Iran_Fars.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.001956	0.000573	3.414	3313	3173	71 262
Iran_Zoroastrian.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.001924	0.000588	3.271	3310	3173	71 262
Armenian_Hemsheni.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.002469	0.000608	4.061	3366	3191	70 835
Armenian.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.003041	0.000588	5.168	3392	3172	72 211
Turkish.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	0.001966	0.000556	3.535	3357	3215	72 211
Udmurt.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00338	0.000607	-5.57	3178	3418	70 835
Besermyan.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00311	0.000632	-4.922	3191	3411	70 835
Chuvash.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00147	0.000595	-2.465	3252	3358	72 211
Nganasan.HO	Mbuti	AB188_AB190	AB189	-0.00624	0.000697	-8.953	3043	3493	72 211

* Наименования популяционных групп приведены в соответствии с набором Human Origin (HO) из базы данных AADR (v54.1.p1), основанным на 600 тыс. генетических маркеров.

населения (Russia_Karelia_HG и Russia_Krasnoyarsk_BA), и современными сибирскими группами (бесермянами, удмуртами и нганасанами). А индивиды AB188 и AB190 имеют значимо больше общих аллелей с популяционной группой Кура-Аракской культуры бронзового века с территории Армении (Armenia_EBA_KuraAraxes), которая внесла существенный вклад в генетическую структуру современных групп армян, а также современных представителей турок и иранцев (см. рис. 4).

Обсуждение

Проведенные ранее исследования краниологических серий из Болгара показали значительную долю местного финно-угорского компонента в составе его населения. Примечательно, что мужские черепа из погребений у Греческой палаты были неоднократно сопоставлены с черепами современных армян, тогда как женские черепа больше соответствовали краниологическим особенностям местного финно-угорского населения (Трофимова, 1956; Ефимова, 1991). Полученные нами полногеномные данные высокого качества для всех трех образцов представителей средневекового населения Болгара позволили выполнить анализ как однородительских маркеров (мтДНК и Y-хромосомы), так и аутомных маркеров, а также получить данные о вероятном происхождении исследованных индивидов.

Популяционный анализ, проведенный с использованием аутомных генетических маркеров (см. рис. 3), показал, что исследованный женский образец (AB189) из погребения 93 у Греческой палаты значительно отличается от двух образцов, принадлежащих мужчинам. В проекции двух первых главных компонент он имеет наибольшее сходство с представителями современных бесермян, говорящих на финно-угорском языке, а также с чувашами и казанскими татарами, говорящими на тюркских языках, но имеющих в своем составе значительный автохтонный субстрат. Эти современные народы проживают на территориях, которые ранее входили в состав Волжской Булгарии и Золотой Орды, и представляют население, в популяционной структуре которого издревле присутствовал финно-угорский компонент.

Материнская линия (мтДНК) индивида AB189 принадлежит к восточно-евразийской гаплогруппе A+152+16362. Эта митохондриальная гаплогруппа распространена преимущественно в Восточной Азии и среди коренного населения Америки. В современных европейских популяциях наибольшей частоты (до 3.6 %) гаплогруппа A достигает в Волго-Уральском регионе у татар и башкир (Malyarchuk et al., 2010).

Мы провели поиск последовательностей полных митохондриальных геномов в существующих базах данных современных и древних образцов ДНК (GenBank, AmtDB, Yfull) и отобрали последовательности, наиболее близкие к последовательности мтДНК образца AB189 (percent identity > 99.94). Анализ филогенетического дерева, построенного с использованием программы mtPhyl, показал, что образец AB189 имеет замену в позиции 93, благодаря которой образует общую кладу с образцами современных удмуртов и бесермянина (см. рис. 5). Таким образом, результаты проведенного генетического анализа свидетельствуют о том, что исследованная нами женщина по своему генетическому профилю сходна с современным финно-угорским населением Волго-Уралья. В связи с отсутствием в настоящее время геномных данных для средневекового населения Поволжья провести сравнительный анализ исследованных индивидов с древними жителями этого региона затруднительно, тем не менее палеоантропологические данные свидетельствуют о сходстве средневекового и современного автохтонного населения (Ефимова, 1991), а, следовательно, позволяют предположить, что исследованная нами женщина из погребения 93 у Греческой палаты была представителем местных финно-угорских племен.

Два изученных нами образца, принадлежащих мужчинам, на проекции главных компонент располагаются вблизи современных популяций Кавказа (грузины, армяне) и восточного Средиземноморья (турки, евреи, ливийцы, киприоты) и на значительном расстоянии от образцов, относящихся к популяциям Волго-Уральского региона (см. рис. 3).

мтДНК мужчины AB188 принадлежит к гаплогруппе I5c3. Последовательности современных образцов

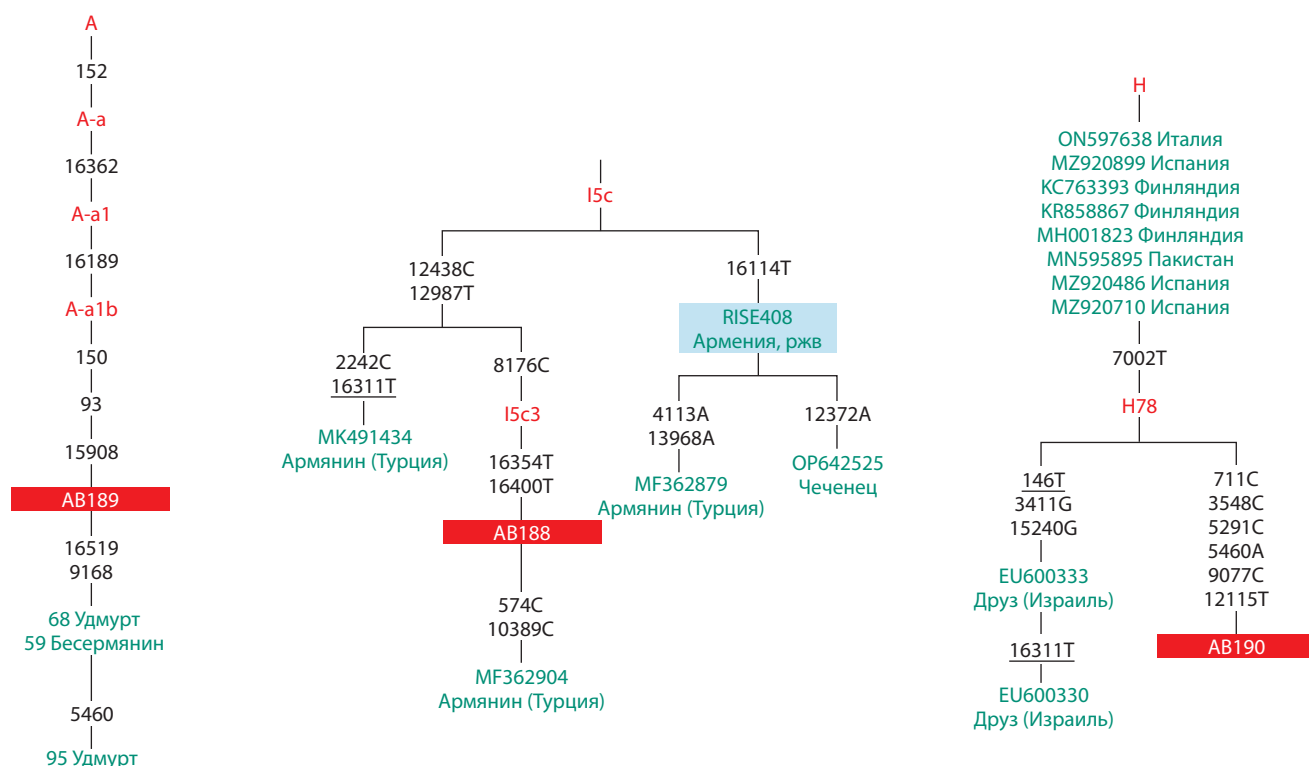


Рис. 5. Фрагменты филогенетического дерева гаплогрупп A, I5c3 и H78, построенные с использованием программы mtPhyl (Eltsov, Volodko, 2016).

Указаны позиции и нуклеотидные замены относительно референсной последовательности мтДНК. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для каждого образца показаны его идентификационный номер в базе данных, происхождение и этническая принадлежность. Голубым цветом обозначен древний индивид, ржв – ранний железный век. Исследованные образцы выделены красными прямоугольниками.

мтДНК этой гаплогруппы, представленные в базе данных GenBank, обнаружены только у представителей кавказских популяций, преимущественно у армян. Примечательно, что среди древних образцов гаплогруппа I5c, являющаяся предковой для гаплогруппы I5c3, была найдена также у индивида, проживавшего на территории современной Армении, – носителя Лчашен-Мецаморской культуры (1209–1009 в. до н. э.) (Allentoft et al., 2015). Y-хромосома мужчины AB188 принадлежит к гаплогруппе R1b1a1b1~ (R-Z2103); в связи с недостаточно высоким покрытием генома нам не удалось определить последующие маркеры внутри этой Y-клады. Данная гаплогруппа относится к более крупной Y-хромосомной кладе R1b, распространенной в современных популяциях Западной Европы. Однако выявленная у индивида AB188 гаплогруппа R-Z2103 принадлежит к восточно-европейской линии R1b-L23, наиболее распространенной на Кавказе, в Турции, а также на Урале, где ее частота достигает 10 % (Myres et al., 2011).

Согласно базе данных YFull, наибольшее число современных носителей гаплогруппы R-Z2103 происходит из Армении. А по некоторым оценкам, от 19 до 23 % современных жителей Армении принадлежит к различным ветвям этой гаплогруппы (FamilyTreeDNA; Hovhannisyuan et al., 2025). Результаты геномного анализа индивида AB188 из погребения 14, основанные на данных, полученных по аутосомным маркерам, а также маркерам материнских и отцовских линий, свидетельствуют о том, что исследованный мужчина из могильника на территории

Греческой палаты в Волжской Булгарии имел армянское происхождение.

Материнская линия второго изученного нами мужчины относится к митохондриальной гаплогруппе H78. Данная митохондриальная гаплогруппа возникла из предковой ветви, относящейся к гаплогруппе H, в результате единственной замены в позиции 7002. Филогенетический анализ, проведенный на основе представленных в базах данных последовательностей, сходных с мтДНК индивида AB190 (percent identity > 99.93), показал, что только две последовательности в базах данных содержат такую же замену (7002), и обе они принадлежат современным представителям этнической группы друзов, проживающих на севере Израиля (см. рис. 5). Следует, однако, отметить, что последовательность AB190 отличается от последовательностей этих двух индивидов как минимум в девяти позициях мтДНК. В то же время различий между мтДНК AB190 и последовательностями корневой гаплогруппы H, наиболее распространенной гаплогруппы в Европе, а также многочисленными последовательностями сестринских к H78 линий, меньше – всего 7–8 замен. Таким образом, сделать заключение о вероятном географическом или этническом происхождении материнской линии индивида AB190 затруднительно, хотя можно предположить существование общего древнего предка с друзами Израиля.

Анализ мужской линии этого мужчины из Великого Болгара показал, что его Y-хромосомная гаплогруппа принадлежит к гаплогруппе G2a2b1a1~ (FGC5083/Y2724),

встречающейся преимущественно в современных популяциях Кавказа и наиболее широко распространенной в современной Турции. Полученные недавно данные о наиболее вероятном происхождении современных армянских групп с территории древней Анатолии (Hovhannisyan et al., 2025) свидетельствуют о высоком уровне генетического сходства армян и жителей Турции. Таким образом, второй исследованный нами мужчина (AB190, погребение 101) также, вероятно, был мигрантом с территории Армении или Анатолии.

Заключение

Полученные нами данные подтверждают историко-археологические сведения о существовании в Великом Болгаре части населения, которая была представлена переселенцами или купцами армянского происхождения. Ранее на основе краниологических данных была выдвинута гипотеза о том, что переселившиеся в Болгар армяне брали в жены местных женщин (Трофимова, 1956). Результаты нашего анализа частично подтверждают гипотезу о различном происхождении мужчин и женщин, погребенных у Греческой палаты, однако для доказательства подобного рода брачных практик необходимы увеличение численности выборки и включение в нее потенциальных потомков от таких смешанных браков.

Список литературы / References

- Bulgaria. Время и пространство Болгарской цивилизации: Атлас. М.: Казань: Феория, 2012
[Bulgaria. Time and Space of Bulgarian Civilization: Atlas. Moscow; Kazan: Feoria Publ., 2012 (in Russian)]
- Газимзянов И.Р. Золотая Орда и этногенетические процессы на Средней Волге. В: Народы России: от прошлого к настоящему. Антропология. Ч. 2. М., 2000;189-216
[Gazimzyanov I.R. Golden Horde and ethnogenetic processes in the Middle Volga region. In: Ethnic Groups of Russia: from the Past to the Present. Ser.: Anthropology. Part II. Moscow, 2000;189-216 (in Russian)]
- Газимзянов И.Р. Население средневекового Болгара по данным краниологии. Предварительные результаты по материалам раскопок 2010–2013 гг. *Поволжская археология*. 2015;3:112-124
[Gazimzyanov I.R. The medieval Bolgar population according to craniology data. Preliminary results according to the materials of 2010–2013 excavations. *Povolzhskaya Arkheologiya = The Volga River Region Archaeology*. 2015;3:112-124 (in Russian)]
- Генинг В. Некоторые вопросы периодизации этнической истории древних болгар. В: Ранние болгары в Восточной Европе. Казань, 1989;4-15
[Gening V. Some issues of periodization of the ethnic history of ancient Bulgarians. In: Early Bulgarians in Eastern Europe. Kazan, 1989;4-15 (in Russian)]
- Ефимова С.Г. Палеоантропология Поволжья и Приуралья. М.: МГУ, 1991
[Efimova S.G. Paleoanthropology of the Volga and Cis-Ural Regions. Moscow: Moscow State University Publ., 1991 (in Russian)]
- Исхаков Д.М., Измаилов И.Л. Этнополитическая история татар в VI – первой четверти XV в. Казань: Иман, 2000
[Iskhakov D.M., Izmailov I.L. Ethnopolitical History of Tatars in the 6th – First Quarter of 15th Centuries. Kazan: Iman Publ., 2000 (in Russian)]
- Постникова Н.М. К антропологии средневекового могильника «Четырехугольник». В: Поволжье в средние века (Материалы и исследования по археологии СССР). М.: Наука, 1970;164:24-38
[Postnikova N.M. On the anthropology of “Chetyrehugol’nik” medieval burial ground. In: The Volga Region in the Middle Ages. Materials and Research on the Archeology of the USSR. Moscow: Nauka Publ., 1970;164:24-38 (in Russian)]
- Постникова Н.М. К антропологии населения Волжской Болгарии: Антропологические материалы из могильника «Минарет» XIV–XV вв. *Советская археология*. 1973;3:203-211
[Postnikova N.M. On the anthropology of the population of Volga Bulgaria: anthropological materials from Minaret burial ground, 14th–15th centuries. *Sovetskaya Arkheologiya = Soviet Archeology*. 1973;3:203-211 (in Russian)]
- Ситдииков А.Г., Боcharов С.Г. Археологическое изучение Болгарского городища. Казань, 2024
[Sitdikov A.G., Bocharov S.G. Archaeological Investigation of Bolghar. Kazan, 2024 (in Russian)]
- Смирнов А.П. Волжские болгары. М.: Государственный исторический музей, 1951
[Smirnov A.P. Volga Bulgarians. Moscow: State Historical Museum, 1951 (in Russian)]
- Смирнов А.П. Армянская колония города Болгара. В: Труды Куйбышевской археологической экспедиции. Т. II (Материалы и исследования по археологии СССР). М., 1958;61:330-359
[Smirnov A.P. Armenian colony of the city of Bolghar. In: Works of the Kuibyshev Archaeological Expedition. Vol. II (Materials and Research on the Archaeology of the USSR). Moscow, 1958;61:330-359 (in Russian)]
- Смирнов А.П. Об этническом составе Волжской Болгарии. В: Новое в археологии. М.: МГУ, 1972;302-307
[Smirnov A.P. On the ethnic composition of Volga Bulgaria. In: News in Archaeology. Moscow: Moscow State University Publ., 1972;302-307 (in Russian)]
- Смирнов А.П. Новые данные об исторической и социальной топографии города Великие Болгары. В: Города Поволжья в средние века. М.: Наука, 1974;4-13
[Smirnov A.P. New data on the historical and social topography of the city of Bolghar. In: Cities of the Volga Region in Middle Ages. Moscow: Nauka Publ., 1974;4-13 (in Russian)]
- Трофимова Т.А. Этногенез татар Поволжья в свете данных антропологии. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1949
[Trofimova T.A. Ethnogenesis of Volga Tatars in Light of Anthropological Data. Moscow; Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1949 (in Russian)]
- Трофимова Т.А. Антропологический состав населения г. Болгар в X–XV вв. В: Труды Института этнографии АН СССР. Т. 33. М.: АН СССР, 1956;73-145
[Trofimova T.A. Anthropological composition of the population of the city of Bolghar in the 10–15th centuries. In: Proceedings of the Institute of Ethnography of the USSR Academy of Sciences. Vol. 33. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1956;73-145 (in Russian)]
- Халиков А.Х. Татарский народ и его предки. Казань, 1989
[Khalikov A.H. The Tatar People and their Ancestors. Kazan, 1989 (in Russian)]
- Allentoft M.E., Sikora M., Sjögren K.-G., Rasmussen S., Rasmussen M., Stenderup J., Damgaard P.B., ... Sicheritz-Pontén T., Brunak S., Nielsen R., Kristiansen K., Willerslev E. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*. 2015;522(7555):167-172. doi 10.1038/nature14507
- Andreeva T.V., Manakhov A.D., Gusev F.E., Patrikeev A.D., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shirobokov I.G., Rogayev E.I. Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations. *Sci Rep*. 2022;12(1):13016. doi 10.1038/s41598-022-16164-9
- Ehler E., Novotný J., Juras A., Chyleński M., Moravčík O., Pačes J. AmtDB: a database of ancient human mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Res*. 2019;47(D1):D29-D32. doi 10.1093/nar/gky843
- Eltsov N., Volodko N. MtPhyl: Software tool for human mtDNA analysis and phylogeny reconstruction. 2016 (Available online: <http://eltsov.org> 17 January 2022)

- FamilyTreeDNA. Available online: <https://www.familytreedna.com/>
- Fu Q., Mitnik A., Johnson P.L.F., Bos K., Lari M., Bollongino R., Sun C., Giemsch L., Schmitz R., Burger J., Ronchitelli A.M., Martini F., Cremonesi R.G., Svoboda J., Bauer P., Caramelli D., Castellano S., Reich D., Pääbo S., Krause J. A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes. *Curr Biol.* 2013;23(7):553-559. doi 10.1016/j.cub.2013.02.044
- Gansauge M.-T., Gerber T., Gloeckle I., Korlevic P., Lippik L., Nagel S., Riehl L.M., Schmidt A., Meyer M. Single-stranded DNA library preparation from highly degraded DNA using T4 DNA ligase. *Nucleic Acids Res.* 2017;45:e79-e79. doi 10.1093/nar/gkx033
- Hovhannisyan A., Delser P.M., Hakobyan A., Jones E.R., Schraiber J.G., Antonosyan M., Margaryan A., Xue Z., Jeon S., Bhak J., Hrechdikian P., Sahakyan H., Saag L., Khachatryan Z., Yepiskoposyan L., Manica A. Demographic history and genetic variation of the Armenian population. *Am J Hum Genet.* 2025;112(1):11-27. doi 10.1016/j.ajhg.2024.10.022
- International Society of Genetic Genealogy (ISOGG v15.73), 2020. Available online: <https://isogg.org/tree/index.html>
- Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., Johnson P.L.F., Orlando L. mapDamage2.0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters. *Bioinformatics.* 2013;29(13):1682-1684. doi 10.1093/bioinformatics/btt193
- Korneliusen T.S., Albrechtsen A., Nielsen R. ANGSD: analysis of next generation sequencing data. *BMC Bioinformatics.* 2014;15(1):356-356. doi 10.1186/s12859-014-0356-4
- Lazaridis I., Nadel D., Rollefson G., Merrett D.C., Rohland N., Mallick S., Fernandes D., ... Yengo L., Hovhannisyan N.A., Patterson N., Pinhasi R., Reich D. Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. *Nature.* 2016;536(7617):419-424. doi 10.1038/nature19310
- Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics.* 2009;25(14):1754-1760. doi 10.1093/bioinformatics/btp324
- Mallick S., Micco A., Mah M., Ringbauer H., Lazaridis I., Olalde I., Patterson N., Reich D. The Allen Ancient DNA Resource (AADR) a curated compendium of ancient human genomes. *Sci Data.* 2024; 11(1):182. doi 10.1038/s41597-024-03031-7
- Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Kravtsova O. Mitogenomic diversity in Tatars from the Volga-Ural region of Russia. *Mol Biol Evol.* 2010;27(10):2220-2226. doi 10.1093/molbev/msq065
- Myres N.M., Rootsi S., Lin A.A., Järve M., King R.J., Kutuev I., Cabrera V.M., Khusnutdinova E.K., Pshenichnov A., Yunusbayev B., Balanovsky O., Balanovska E., Rudan P., Baldovic M., Herrera R.J., Chiaroni J., Di Cristofaro J., Vilems R., Kivisild T., Underhill P.A. A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *Eur J Hum Genet.* 2011;19(1): 95-101. doi 10.1038/ejhg.2010.146
- Patterson N., Price A.L., Reich D. Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genet.* 2006;2(12):e190. doi 10.1371/journal.pgen.0020190
- Patterson N., Moorjani P., Luo Y., Mallick S., Rohland N., Zhan Y., Genschoreck T., Webster T., Reich D. Ancient admixture in human history. *Genetics.* 2012;192(3):1065-1093. doi 10.1534/genetics.112.145037
- Petr M., Vernot B., Kelso J. *admixr* – R package for reproducible analyses using ADMIXTOOLS. *Bioinformatics.* 2019;35(17):3194-3195. doi 10.1093/bioinformatics/btz030
- Poznik G.D. Identifying Y-chromosome haplogroups in arbitrarily large samples of sequenced or genotyped men. *bioRxiv.* 2016. doi 10.1101/088716
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2021
- Rasmussen M., Guo X., Wang Y., Lohmueller K.E., Rasmussen S., Albrechtsen A., Skotte L., ... Sicheritz-Pontén T., Vilems R., Nielsen R., Wang J., Willerslev E. An Aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia. *Science.* 2011; 334(6052):94-98. doi 10.1126/science.1211177
- Robinson J.T., Thorvaldsdóttir H., Winckler W., Guttman M., Lander E.S., Getz G., Mesirov J.P. Integrative genomics viewer. *Nat Biotechnol.* 2011;29(1):24-26. doi 10.1038/nbt.1754
- Schubert M., Ginolhac A., Lindgreen S., Thompson J.F., Al-Rasheid K.A.S., Willerslev E., Krogh A., Orlando L. Improving ancient DNA read mapping against modern reference genomes. *BMC Genomics.* 2012;13:178. doi 10.1186/1471-2164-13-178
- Schubert M., Lindgreen S., Orlando L. AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging. *BMC Res Notes.* 2016;9:88. doi 10.1186/s13104-016-1900-2
- SequenceTools, 2025. Available online: <https://github.com/stschiff/sequenceTools>
- Weissensteiner H., Pacher D., Kloss-Brandstätter A., Forer L., Specht G., Bandelt H.J., Kronenberg F., Salas A., Schönherr S. HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing. *Nucleic Acids Res.* 2016;44:W58-W63. doi 10.1093/nar/GKW233
- YFull, 2024. Available online: <https://www.yfull.com/>

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 19.11.2024. После доработки 26.12.2024. Принята к публикации 28.12.2024.